Revue suisse Zool.	Tome 89	Fasc. 4	p. 919-926	Genève, décembre 1982

Populationsbiologische Untersuchungen zur Art *Entomobrya nivalis* (Collembola)

von

H. von ALLMEN * und J. ZETTEL *

Mit 4 Abbildungen

Abstract

Contribution to the population-biology of Entomobrya nivalis **(Collembola).** — To caracterize the size of a collembole the length of the fourth antennal segment (= A4) is introduced. The relation A4: body-length can be expressed as $y = 0.273\ x^{0.957}$, y being the A4-length and x the body-length.

The size structure of a field population of *E. nivalis* in different microhabitats was determined from September 1980 until November 1981. There is one annual generation produced, hatching in July in the litter layer, growing until autumn and hibernating as subadults; only a few animals hibernate as adults. From our results and the data of other authors we conclude, that two different types of migration can be observed in a population of *E. nivalis:* 1. Adult females inhabiting the tree strata throughout the year descend to the ground for oviposition. After 1 to 2 moults juveniles of the new generation climb up into the tree zone. We suppose that humidity is responsible for this behaviour. 2. At the beginning of winter the main part of the population leaves its summer habitat and retires for hibernation under the bark of the spruce trees of the research plot.

EINLEITUNG

Die bisher nachgewiesenen Lebensräume der Collembolenart *Entomobrya nivalis* sind sehr vielfältig (Agrell 1934, Agrell 1941, Bödvarsson 1973, Dunger 1964, Fjellberg 1976, Gisin 1947, Höregott 1960, Prat & Massoud 1980, Schaller 1951, South 1961, u.a.m.). Sie wird allgemein als trockenheitstolerante Art bezeichnet und kommt von der Streuschicht bis in die Baumkronen vor. Ihre geografische Verbreitung

* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz

Poster vorgelegt an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

haben AGRELL (1941) und SOUTH (1961) beschrieben, SCHALLER (1951) bezeichnet sie als einen Kosmopoliten.

Die meisten bisherigen Arbeiten tangieren *E. nivalis* jeweils im Rahmen grösserer faunistischer Untersuchungen. Demgegenüber liegen wenige Ergebnisse auf der Ebene einer gesamten Population vor. AGRELL (1941) hat einige Betrachtungen zu den ökologischen Ansprüchen dieser Art angestellt, die einzige synoptische Darstellung einer Population stammt von Schiermonnikoog/NL (JOOSSE 1969).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, einerseits die kleinräumige Verteilung von *E. nivalis* im untersuchten Gebiet festzustellen, andererseits populationsbiologische Erkenntnisse im Jahresverlauf zu gewinnen. Sie stellt einen Teil eines umfassenden Forschungsprogrammes über Biologie und Ökophysiologie einiger Collembolenarten im subalpinen Fichtenwald dar.

MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchung erfolgte in einem subalpinen Fichtenwald *(Piceetum subalpinum)* im Gurnigelgebiet, 15 km westlich von Thun/BE, in einer Höhe von 1580 m.ü.M. und erstreckte sich über die Jahre 1980-1981. Die Fichten sind dicht mit verschiedenen Flechten bewachsen, die häufigsten Arten gehören in die Familie der Parmeliaceae

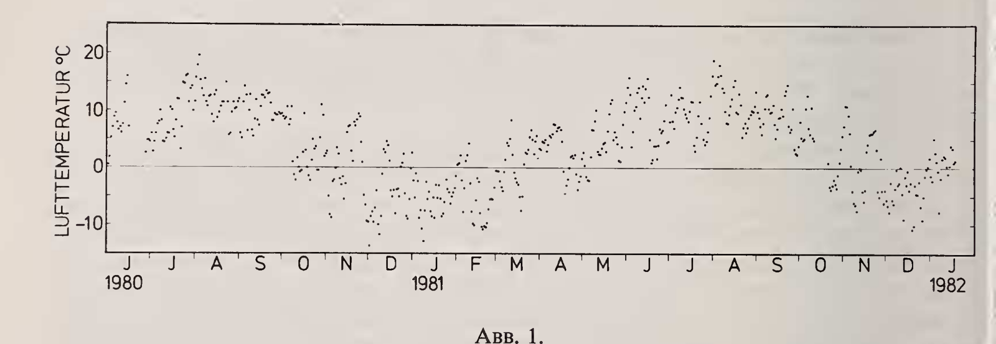


ABB. 1.

Jahresverlauf der mittleren Tagestemperaturen innerhalb der Untersuchungsfläche, 2 m über Boden gemessen.
Daily means of the air temperatures, measured 2 m above ground.

(Platisma glauca, Hypogymnia physodes, Pseudevernia furfuracea). Der Untergrund ist teilweise mit Moosen und — während der Vegetationszeit — mit Farnen bedeckt, an vielen Stellen kommt jedoch die blosse Nadelstreu zum Vorschein.

Das Klima im Gurnigelgebiet wird durch die Höhe über Meer und die voralpine Lage bestimmt. Die Untersuchungsfläche liegt in der Hangnebelzone mit 20-40 Nebeltagen pro Winterhalbjahr (WANNER 1978), die jährliche Niederschlagsmenge beträgt ca. 1300 bis 1500 mm. Die mittleren Tagestemperaturen (Fig. 1) schwanken sehr stark, in den Wintermonaten werden sehr tiefe Werte erreicht (minimaler Tagesmittelwert am 1.12.80: −13.7° C). Von November bis April liegt eine kompakte Schneedecke, die im Januar/Februar eine Mächtigkeit von 1.80 m erreichen kann.

Eine Voruntersuchung hat gezeigt, dass *E. nivalis* in der Moosschicht fehlt, jedoch in der Streu und den Flechten bis in die Wipfelregion verbreitet ist.

Aus vier verschiedenen Stufen (1. Streu, 2. abgefallene Flechten, 3. Flechten an Fichtenästen in Höhen zwischen 1.5-2 m, 4. in Höhen von 3-4.5 m) wurden monatlich je drei Mischproben von ca. 1.5 1 Volumen entnommen. Die Auswahl erfolgte zufällig, jedoch immer auf derselben Fläche (ca. 1 ha). Zur Extraktion der darin vorhandenen Arthropoden wurden modifizierte Berlese-Tullgren-Trichter verwendet; die Proben wurden 7 Tage in den Trichtern belassen und die auswandernden Tiere in Isopropanol aufgefangen. Die Körperlänge und die Länge des vierten Antennengliedes aller *E. nivalis* wurden bei 50-facher Vergrösserung ausgemessen. Zur Ermittlung der Grössenverteilung wurden die Tiere der drei Mischproben pro Substrat zusammengefasst und in acht Grössenklassen eingeteilt.

RESULTATE

1. Biometrische Untersuchungen

Ein gebräuchliches Mass für die Charakterisierung der Grösse der Collembolen ist die Körperlänge (Agrell 1941, Agrell 1948, Joosse 1969, Joosse & Veltkamp 1970). Diese kann jedoch, je nach Streckungszustand der Tiere, innerhalb gewisser Grenzen variieren. Zudem ist die Körperlänge oft nicht leicht messbar, da sich die Tiere bei der

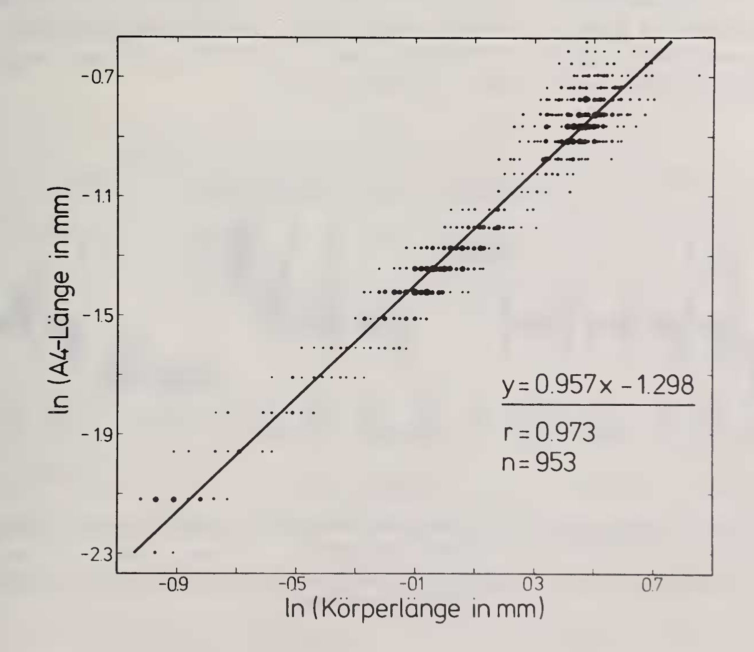


Abb. 2.

Beziehung zwischen der Körperlänge und der Länge des vierten Antennengliedes (A4) bei *Entomobrya nivalis*, doppelt logarithmische Darstellung.

Relation between body-length and length of the fourth antennal segment (A4) of *Entomobrya nivalis*.

Fixierung unterschiedlich stark krümmen. Als Alternative führten wir die Länge des vierten Antennengliedes (= A4) ein. Es ist bekannt, dass gerade Entomobryidae dieses leicht verlieren und es anschliessend im Laufe weiterer Häutungen wieder regenerieren (HANDSCHIN 1926), was zu falschen Messungen führen könnte. Mit einiger Übung können hingegen derart regenerierende Antennen leicht von normalen unterschieden werden.

Eine Veränderung der A4-Länge durch die Fixierung kann ausgeschlossen werden, in unserem Material weicht die gefundene Korrelation nicht signifikant von der Geraden $y = x$ ab (Varianzanalyse, RIEDWYL 1980):

$$y = \mathbf{0.9948}\, x + \mathbf{0.0007} \quad (n = 94,\ r = 0.9943)$$

mit y: A4-Länge des fixierten Tieres und

x: A4-Länge des lebenden Tieres.

Die Korrelation zwischen A4-Länge und Körperlänge (Abb. 2) zeigt, dass das relative Wachstum des Antennengliedes mit der Funktion $y = k\,x^a$ (y: A4-Länge, x: Körperlänge, k:Konstante) beschrieben werden kann, was bereits von AGRELL (1948) vorgeschlagen wurde. Aufgrund unseres Materials ergab sich die Beziehung $y = 0.273\ x^{0.957}$.

2. Populationsstruktur

Die prozentuale Grössenverteilung während der untersuchten Periode ist in Abb. 3 und Abb. 4 dargestellt. Ein Vergleich der absoluten Populationsdichten ist nicht möglich, da die jeweils untersuchte Substratmenge nicht konstant gehalten werden konnte und die verschiedenen Substrate (Flechten, Streu) nicht direkt quantitativ vergleichbar sind. Die Populationsstruktur liefert folgende Resultate:

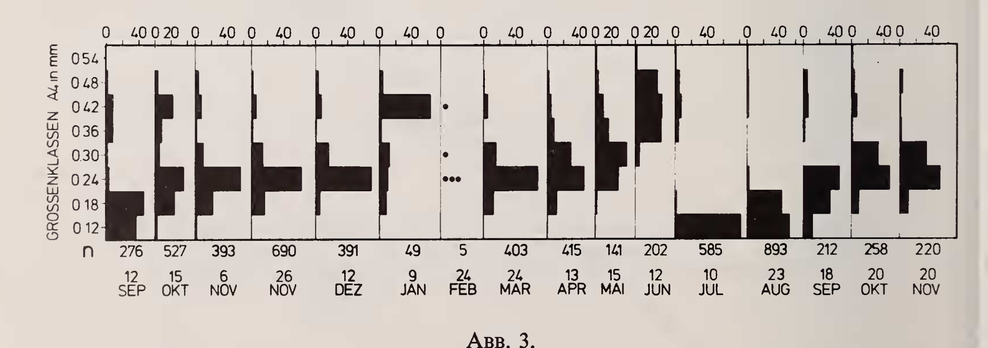


ABB. 3.

Prozentuale Grössenverteilung von *Entomobrya nivalis* in der untersuchten Population. (●: Einzeltier).

Size structure (expressed as percentage) of *Entomobrya nivalis* in the investigated population. (●: single specimen).

E. nivalis kommt in den untersuchten Substraten des Gurnigelgebietes das ganze Jahr über vor, wobei die Art zum grössten Teil im subadulten Stadium und zu einem geringen Teil als adulte Tiere überwintert. Zwischen April und Juni ist eine ausgeprägte Wachstumsphase der subadulten, von Juli bis Oktober der juvenilen Tiere festzustellen.

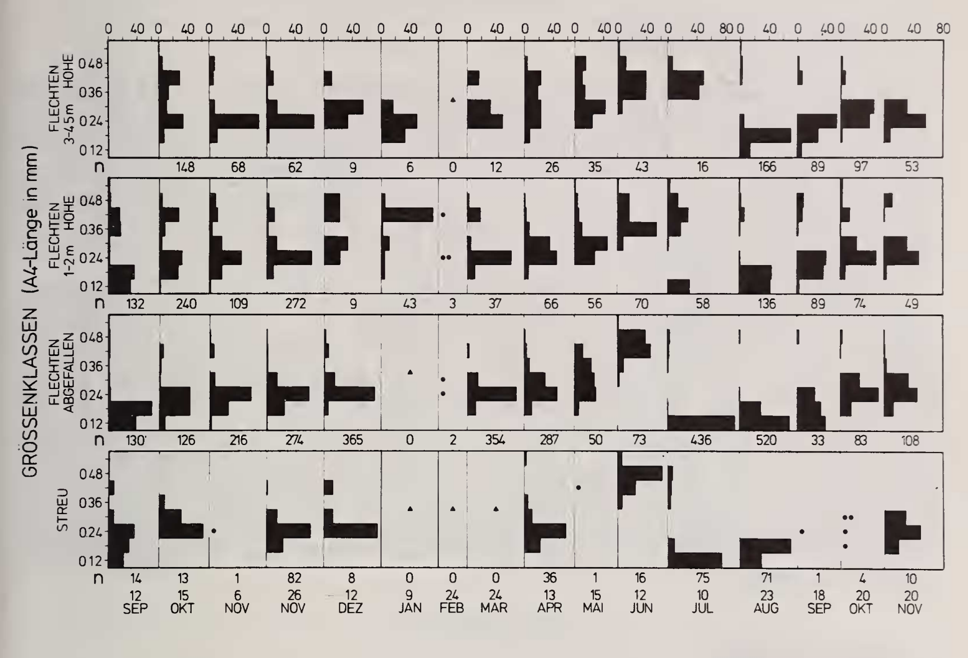


ABB. 4.

Prozentuale Grössenverteilung von *Entomobrya nivalis*, aufgetrennt nach den vier untersuchten Mikrohabitaten. (Am 12.9.80 wurden Flechten in 3-4.5 m Höhe nicht untersucht). ● : Einzeltier, ▲ : keine Tiere gefunden.

Size structure of *Entomobrya nivalis* in four microhabitats, from bottom to top: litter layer; lichens on ground, fallen from branches; lichens on branches, altitude 1.5-2 m; lichens on branches, altitude 3-4.5 m. (● : single specimen, ▲ : no animals found).

Im Winter findet kein Wachstum statt. Ende Juni werden die Eier abgelegt, Mitte Juli erscheinen Tiere des ersten Stadiums. Am Boden treten frisch geschlüpfte Tiere in wesentlich grösserer Zahl auf als in der unteren Baumschicht. Der Anteil an Jungtieren nimmt dort erst ab August zu, nachdem sie das zweite oder dritte Juvenilstadium erreicht haben. Der Anteil der adulten Tiere in der Streu und in abgefallenen Flechten ist im Vergleich zu demjenigen in der Baumschicht allgemein gering; der Juni stellt diesbezüglich eine Ausnahme dar, woraus gefolgert werden kann, dass sich die Weibchen in diesem Zeitpunkt zur Eiablage in die Streuschicht begeben. Im Januar und Februar werden nur noch vereinzelte Tiere gefunden, in der Streu fehlen sie vollständig. Weitere Untersuchungen haben gezeigt, dass sie während dieser Zeit in Rindenritzen der Fichtenstämme Zuflucht suchen und daher in den übrigen Substraten kaum mehr anzutreffen sind. Dabei muss vermutet werden, dass kleinere Tiere eher die Tendenz haben sich zu verkriechen als grosse; nur so kann erklärt werden, dass der Anteil an adulten ausserhalb der Rinden im Januar unverhältnismässig hoch ist.

DISKUSSION

1. Biometrische Untersuchungen

Als Charakteristikum für die Grösse der Collembolen scheint uns die Länge des vierten Antennengliedes zweckmässiger als üblicherweise verwendete Parameter, da sie sowohl bei lebenden als auch bei fixierten Tieren vergleichend herangezogen werden kann, wie dies aus der ermittelten Korrelation hervorgeht. Zudem ziehen wir dieses Mass der Körperlänge vor, da diese innerhalb eines weiten Bereiches unkontrollierbar variabel ist, je nach herrschender Feuchtigkeit, Ernährungs- und physiologischem Zustand des Tieres oder Art der Fixierung (CHRISTIANSEN 1958, SOUTH 1961).

AGRELL (1948) hat für das vierte Antennenglied von *E. nivalis*, im Vergleich zur Körperlänge, ein isogonisches Wachstum nachgewiesen (a = 1). Der Unterschied zu unserem Wert (a = 0.957), der sich signifikant von 1 unterscheidet (Varianzanalyse, RIEDWYL 1980), mag darin liegen, dass im vorliegenden Fall Werte über den ganzen Grössenbereich in die Berechnung einbezogen wurden, AGRELL die Korrelation aber nur aufgrund der Masse von 10 adulten und 10 Tieren des ersten Stadiums bestimmt hat. Dass die Werte nicht regelmässig, sondern in Form einer leichten S-Kurve um die Regressionsgerade verteilt sind (Abb. 2), hat AGRELL bei seinen Resultaten ebenfalls beobachten können. Aufgrund dieser Tatsache beurteilt er eine derartige Berechnung als mathematische Näherung, welche aber das biologische Phänomen mit genügender Genauigkeit beschreibt.

2. Populationsstruktur

Die Vermutung von AGRELL (1941), wonach *E. nivalis* auch als Ei überwintern soll, kann nicht bestätigt werden, da im Frühjahr und Vorsommer keine juvenilen Tiere des ersten Stadiums auftauchen. Dagegen stimmen unsere Befunde mit denjenigen von JOOSSE (1969) überein, wonach der überwiegende Teil der Population im subadulten Stadium überwintert und die Eiablage im Frühsommer stattfindet.

Nur im Juli erscheinen Tiere des ersten Stadiums, was bedeutet, dass pro Jahr eine neue Generation produziert wird. AGRELL (1941) hat in Schwedisch Lappland ebenfalls eine Generation pro Jahr beobachten können, während JOOSSE (1969) aufgrund ihres Beobachtungsmaterials auf jährlich zwei Generationen schloss. Dieser Unterschied könnte in den unterschiedlichen Klimata begründet sein. Offenbar reichen in arktischen und alpinen Gebieten (Schwedisch Lappland, Schweizer Voralpen) die Sommertemperaturen nicht für ein Wachstum bis zur Geschlechtsreife im gleichen Sommer aus, womit die subadulten, überwinternden Tiere erst im folgenden Jahr Geschlechtsreife erlangen können (VON ALLMEN & ZETTEL in prep.).

Unsere Beobachtungen stützen die Hypothese von AGRELL (1934, 1941), wonach die Weibchen zur Eiablage in die Streuschicht absteigen, wo sich ihre Eier, vor dem Austrocknen geschützt, entwickeln können. Die Tiere des ersten Stadiums erscheinen dann vorerst in der Streuschicht und wandern erst nach 1-2 Häutungen in die Makrophytenvegetation. ELLIS (1974) hat ebenfalls darauf hingewiesen, dass *E. nivalis*, als eindeutig epigäische Art, in der Jugendform zur edaphischen oder hemiedaphischen Fauna gehört.

AGRELL (1941) hat, ähnlich unseren Verhältnissen festgestellt, dass *E. nivalis* mit dem Herannahen des Winters aus der Streu in die Baumschicht wandert und dort vor allem unter loser Rinde von Birkenstämmen überwintert. Dieses Verhalten mag seinen

Grund in den extremen Wintertemperaturen haben. Obwohl *E. nivalis* sehr grosser Kälte standhalten kann (Agrell 1941, Joosse 1969, Linnaniemi 1912, Sømme 1976, Zettel & Von Allmen in prep.), sucht sie diesen bestmöglich auszuweichen. Unter loser Rinde ist sie vor dem Wind geschützt, zudem ist dort die Temperatur in der Regel um 0.5 bis 2.5° C höher als diejenige der Luft. Ein weiterer Grund liegt möglicherweise darin, dass ihre bevorzugten Habitate (Flechten an Fichtenästen) im Winter durch anhaftenden Schnee unbewohnbar werden. Wir konnten sogar beobachten, dass nach extremen Temperaturschwankungen die Flechten mit gefrorenem Schmelzwasser gänzlich vereist waren. Unsere Untersuchungen führen zum Schluss, dass innerhalb der Population von *E. nivalis* zwei verschiedene Wanderungen beobachtet werden: Die eine bei Wintereinbruch, welche durch die extremen Klimabedingungen begründet werden kann, die andere im Frühsommer, welche in die Streu (Weibchen) und zurück in die Baumschicht (Jungtiere) führt. Möglicherweise liegt deren Ursache in unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen von adulten und juvenilen Tieren (Feuchtigkeit, Nahrungsangebot), was bisher jedoch bei *E. nivalis* noch nicht untersucht worden ist. Bauer (1979) hat bei *Allacma fusca* festgestellt, dass das erste Juvenilstadium in stärkerem Masse an die Streuschicht gebunden sein dürfte, da es austrocknungsempfindlich ist und noch keine Regulationsfähigkeit der Transpiration besitzt. Bowden *et al.* (1976) haben für *E. nivalis* ebenfalls vertikale Wanderungen nachweisen können, insbesondere in Abhängigkeit vom Niederschlag. Sie geben aber keinerlei Angaben über das Alter der beobachteten Tiere, so dass deren Befunde in diesem Zusammenhang nicht bewertet werden können.

Zusammenfassung

Als Ergänzung zu den bisher verwendeten Parametern für die Charakterisierung der Grösse der Collembolen, wurde die Länge des vierten Antennengliedes eingeführt und ihre Beziehung zur Körperlänge ermittelt.

In einer Freilandpopulation der Art *Entomobrya nivalis* wurde die jahreszeitliche Grössenverteilung in vier verschiedenen Vegetationsstufen bestimmt. Pro Jahr wird eine Generation hervorgebracht, welche im Juli in der Streuschicht schlüpft, bis im Herbst wächst und im subadulten Stadium überwintert; zu einem geringen Teil besteht die Winterpopulation aus adulten Tieren. Aufgrund der eigenen Befunde und den bisherigen Ergebnisse anderer Autoren werden in einer *E. nivalis*-Population zwei grundsätzlich verschiedene Wanderungstypen postuliert: 1. Adulte Weibchen, die sich vom Sommer bis in den Herbst in Flechten der Baumkrone aufhalten, suchen zur Eiablage die Streuschicht auf. Die juvenilen Tiere der neuen Generation wandern nach 1-2 vollendeten Häutungen in die Baumschicht. Es wird vermutet, dass die Feuchtigkeit dieses spezielle Verhalten steuert. 2. Der grösste Teil der Population verlässt bei Wintereinbruch ihr Sommerhabitat und überwintert in Rindenritzen der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Fichten.

Dank

Wir danken Herrn Dr. K. Amman und seinen Mitarbeitern für die Bestimmung der Flechten sowie Herrn B. Bangerter für die Mithilfe bei der Bearbeitung statistischer Probleme.

LITERATURVERZEICHNIS

AGRELL, I. 1934. Studien über die Verteilung der Collembola auf Triebsandböden. *Ent. Tidskr.* 54: 181-248.

— 1941. Zur Oekologie der Collembolen, Untersuchungen im Schwedischen Lappland. *Opusc. ent.* Suppl. 3: 1-236.

— 1948. Studies on the postembryonic development of collemboles. *Arkiv Zool.* 41A (12): 1-35.

ALLMEN, H., VON und J. ZETTEL. in prep. Embryonal development and postembryonal growth in a population of *Entomobrya nivalis* (Collembola).

BAUER, T. 1979. Die Feuchtigkeit als steuernder Faktor für das Kletterverhalten von Collembolen. *Pedobiologia* 19: 165-175.

BÖDVARSSON, H. 1973. Contributions to the knowledge of Swedish forest collembola. *Res. Notes Dep. Reforest Stockholm* 13: 1-43.

BOWDEN, J., I. H. HAINES und D. MERCER. 1976. Climbing Collembola. *Pedobiologia* 16: 298-312.

CHRISTIANSEN, K. 1958. The nearctic members of the genus *Entomobrya* (Collembola). *Bull. Mus. comp. Zool.* 118 (7): 437-545.

DUNGER, W. 1964. Tiere im Boden. *Neue Brehm-Bücherei 327.*

ELLIS, W. N. 1974. Ecology of epigeic collembola in the Netherlands. *Pedobiologia* 14: 232-237.

FJELLBERG, A. 1976. Mire invertebrate fauna at Eidskog, Norway, II. Surface-active collembola. *Norw. J. Ent.* 23: 181-183.

GISIN, H. 1947. Le groupe *Entomobrya nivalis* (Collembola). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 20: 541-550.

HALE, W. G. 1965. Observations on the breeding biology of collembola. *Pedobiologia* 5: 146-152, 161-177.

HANDSCHIN, E. 1926. Collembola (Springschwänze). in: SCHULZE, P. Biologie der Tiere Deutschlands. *Bornträger, Berlin.*

HÖREGOTT, H. 1960. Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Arthropodenfauna in den Kieferkronen. *Beitr. Ent.* 10: 891-916.

JOOSSE, E. N. G. 1969. Population structure of some surface dwelling collembola in a coniferous forest soil. *Neth. J. Zool.* 19: 621-634.

JOOSSE, E. N. G. und E. VELTKAMP. 1970. Some aspects of growth, moulting and reproduction in five species of surface dwelling collembola. *Neth. J. Zool.* 20: 315-328.

LINNANIEMI, W. M. 1912. Die Apterygotenfauna Finnlands II. *Acta Soc. Sci. fenn. Helsingfors* 40 (5): 1-360.

PRAT, B. und Z. MASSOUD. 1980. Etude de la communauté des collemboles dans un sol forestier, I. Structure du peuplement. *Revue Ecol. Biol. Sol* 17 (2): 199-216.

RIEDWYL, H. 1980. Regressionsgerade und Verwandtes. *UTB 923, Haupt, Bern.*

SCHALLER, F. 1951. Zur Ökologie der Collembolen des Mainzer Sandes. *Zool. Jb. Syst.* 79: 449-513.

SØMME, L. 1976. Cold-hardiness of winter-active Collembola. *Norw. J. Ent.* 23: 149-153.

SOUTH, A. 1961. The taxonomy of the British species of *Entomobrya* (Collembola). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 387-416.

WANNER, H. 1978. Die Nebelverhältnisse der Kantone Bern und Solothurn. *Jb. geogr. Ges. Bern* 52/1975-76: 113-148.

ZETTEL, J. und H. VON ALLMEN. 1982. Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolenarten in den Berner Voralpen. *Revue suisse Zool.* 89: 927-939.